Vestnik zoologii, **43**(3): 199–207, 2009

УДК 593.13(470)

СОЛНЕЧНИКИ (CENTROHELIDA, ACTINOPHRYIDA) СФАГНОВЫХ БОЛОТ ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ

М. М. Леонов[1], А. П. Мыльников[2]

[1] *Воронежский государственный университет,*
Университетская пл., 1, Воронеж, 394001 Россия
E-mail: micleo@mail.ru
[2] *Институт биологии внутренних вод им. А. Д. Папанина РАН,*
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742 Россия
E-mail: mylnikov@ibiw.yaroslavl.ru

Принято 31 января 2009

Солнечники (Centrohelida, Actinophryida) сфагновых болот центральной России. Леонов М. М., Мыльников А. П. — Исследован видовой состав солнечников сфагновых болот Центральной России на примере болотных водоемов Усманского бора Среднерусской лесостепи. В исследованных биотопах обнаружено 13 видов и 2 формы солнечников из 4 таксономических групп (центрохелид, десмоторацид, актинофриид и ротосферид). Из них 9 видов оказались новыми для протистофауны России. Обсуждается космополитизм обнаруженных солнечников.

Ключевые слова: солнечники, Centrohelida, Desmothoracida, Actinophryida, Rotosphaerida, сфагновые болота.

Heliozoans (Centrohelida, Actinophryida) of Sphagnous Bogs in Central Russia. Leonov M. M., Myl'nikov A. P. — The species composition of the heliozoans species in sphagnous bogs in Central Russia is studied by the example of boggy water bodies in Usman pinery of Middle Russian Wood-and-Steppe Zone. In the studied water bodies, 13 species and 2 forms of heliozoans from 4 taxonomic groups (centrohelids, desmothoracids, actinophryids and rotosphaerids) were found. Among them 9 species recorded in Russia for the first time. The cosmopolitism of the found heliozoans is discussed.

Key words: heliozoans, Centrohelida, Desmothoracida, Actinophryida, Rotosphaerida, sphagnum bogs.

Введение

Солнечники, по определению Микрюкова (1998), представляют собой весьма обширную группу хищных амебоидных протистов, обладающих системой расходящихся от всего тела лучей-аксоподий, снабженных стрекательными органеллами для заякоривания жертвы (водорослей, жгутиконосцев, инфузорий, коловраток и т. д.). Сокращаясь, аксоподии подтягивают добычу к телу клетки хищника, где она поглощается. В настоящее время солнечников рассматривают как полифилетическую группу, включающую в свой состав 8 макротаксонов (Mikrjukov et al., 2000; Микрюков, 2000, 2002). Следовательно, термин «солнечники», который и поныне широко применяется в протистологии, можно рассматривать как морфофункциональный, не придавая ему строго таксономического статуса. Большинство солнечников обладают органическим или, чаще, минеральным наружным скелетом (перипластом), формирующим оболочку клетки. Крайнее разнообразие форм структурных элементов перипластов солнечников определяет многообразие данной группы организмов (Siemensma, 1991; Микрюков, 1998, 2002; Wujek, 2003). Эти протисты чаще всего обнаруживаются в бентосе пресноводных и морских экосистем, хотя возможны случаи обнаружения их в планктоне, и реже — в почвенных биотопах. В водоемах солнечники населяют преимущественно приповерхностный слой донного осадка и заросли водных макрофитов, где они присутствуют в обрастаниях (Микрюков, 2002).

Видовое разнообразие Heliozoa в России изучено крайне неравномерно. Сфагновые болота Центральной России на предмет солнечников фактически не исследованы (Животова, 2005). Целью работы стало изучение видового состава солнечников некоторых сфагновых болот Усманского бора Среднерусской лесостепи с применением световой и сканирующей электронной микроскопии (СЭМ).

Материал и методы

Изучали сфагновые террасные болота правобережной долины реки Усмань, расположенные на территории Усманского бора вблизи поселка Маклок Новоусманского р-на Воронежской обл.: это болотный комплекс «Клюквенное-1», представляющий собой систему обширных и мелких понижений, заполненных водой, главным из которых является болото Клюквенное-1, а также ряд мелких болот, не связанных с комплексом «Клюквенное-1» — болота Моховое, Клюквенное-2 и Клюквенное-3. По своим гидрохимическим параметрам болота мало отличаются друг от друга: вода средней мутности (около 3—4 мг/дм^3) с частицами мха, цветность от 60% до 80%, характеризуется низким содержанием растворенного кислорода — 2,0—2,3 мгO_2/дм^3, значения pH в пределах 4,8—6,4 (Животова, Коротеева, 2002; Силина, Прокин, 2002).

Пробы отбирали ежемесячно с июля по декабрь 2006 г. и с марта по июнь 2007 г. путем взмучивания приповерхностного слоя грунта с последующим его сбором в герметически закрывающиеся пробирки объемом 15—50 мл, а также методом получения смывов со сфагнума. Пробы просматривались под световым микроскопом в чашках Петри в течение 2—3 ч сразу после сбора и транспортировки. Тотальные препараты для СЭМ для последующего изучения структур перипласта готовили по общепринятой методике (Микрюков, 2002). Изучение перипластов солнечников проводили на сканирующем электронном микроскопе Leo—1420. Солнечников группы Actinophryida, ввиду отсутствия у них перипласта, определяли в живом виде при изучении на световом микроскопе. Для более детального исследования некоторых видов были выведены клональные культуры. Наблюдения проводили на световых микроскопах МБИ—3 и КФ—5.

Результаты

В результате исследования обнаружено 13 видов и 2 формы солнечников из 4 таксономических групп.

Описания обнаруженных видов, сделанные на основании изучения строения структур перипласта в СЭМ и прижизненного наблюдения клональных культур, приведены ниже. Использована макросистема по: Mikrjukov, Patterson, Siemensma (2000).

Отряд CENTROHELIDA Kühn, 1926

Raphidiophrys intermedia Penard, 1904 (рис. 1, *1—3*)

Тело клетки округлой формы, диаметром 40—60 мкм. Перипласт представлен одним типом тангентальных чешуек сложного строения. Чешуйки удлиненно-эллиптические или яйцевидные с широко округлыми полями (7,1—11,9 x 3,9—5,1 мкм), отношение длины к ширине 1,8—2,3. Чешуйки широко вогнуты, с широко расставленными радиальными ребрами (30—40 ребер на 10 мкм каймы чешуйки). Кайма чешуек монотонной толщины.

Вид известен из пресных вод Центральной Европы, Канады, Чили, Аргентины, Австралии, Малайзии и Новой Зеландии (Siemensma, 1991; Микрюков 2002). В России обнаружен впервые.

Choanocystis perpusilla (Petersen et Hansen, 1960) Siemensma, 1991 (рис. 1, 4—6)

Клетки диаметром 8—10 мкм. Перипласт представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы: длина 2,5—5 мкм, ствол прямой, цилиндрический, диаметром около 0,3 мкм, с двумя маргинальными зубцами на верхушке. Базальная пластинка сердцевидная, диаметром 0,7—0,9 мкм, окаймленная с внутренней стороны. Пластинчатые чешуйки овальные (2,2 x 1,5 мкм), бесфактурные.

Известен из пресных вод Дании, Нидерландов, Канады, Чили, Шри-Ланки, а также для морских и солоноватых вод Антарктики, Финского залива Балтийского моря, северной Атлантики (Siemensma, 1991; Микрюков 2002). В России обнаружен впервые.

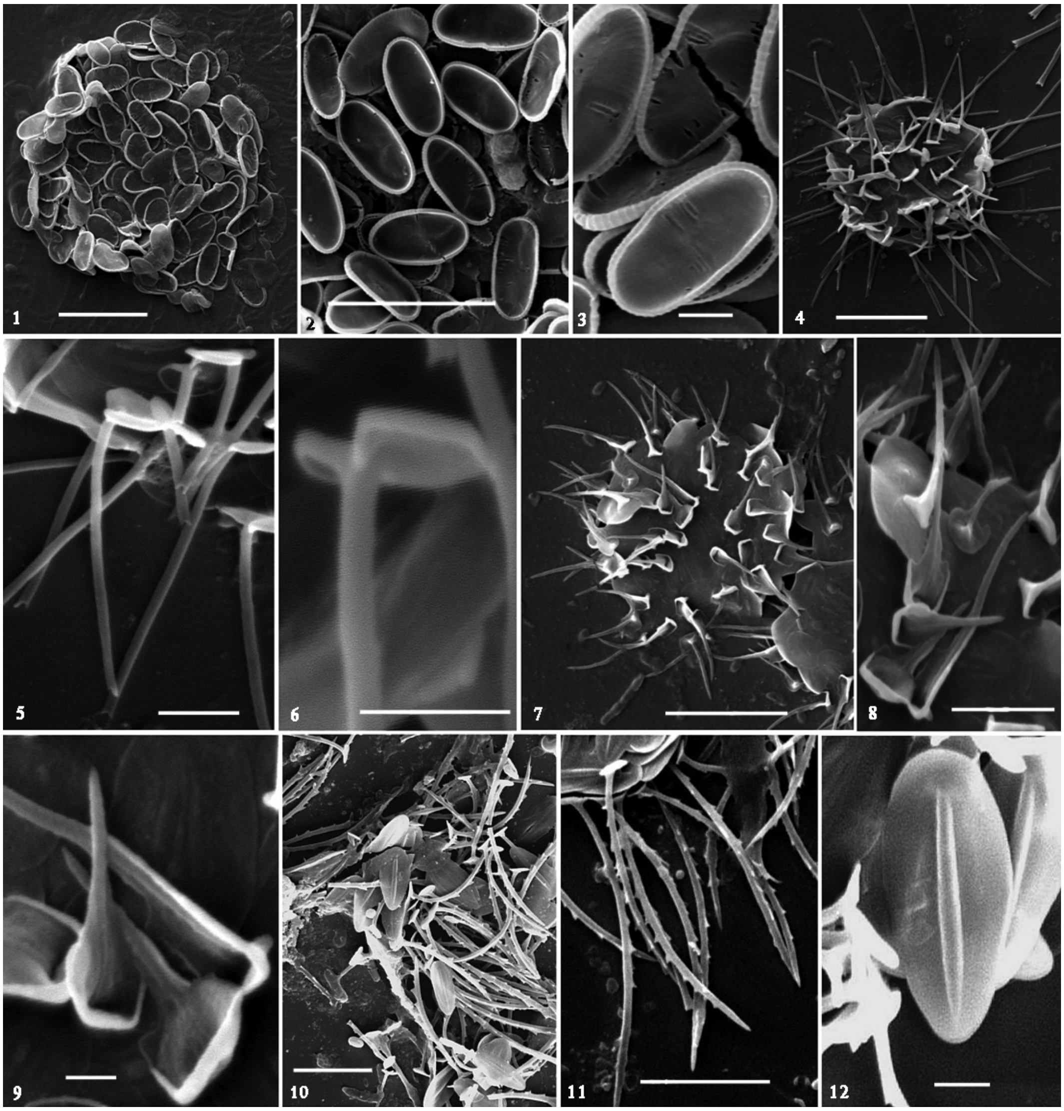


Рис. 1. Электронные микрофотографии перипластов центрохелид: *1–3* — *Raphidiophrys intermedia*; *4–6* — *Choanocystis*; *7–9* — *Pterocystis pinnata*; *10–12* — *Raineriophrys echinata*. Масштабные линейки: *1*, *2*, *7*, *10*, *11* — 10 мкм; *4*, *8* — 5 мкм; *3*, *5*, *6*, *9*, *12* — 1 мкм.

Fig. 1. The electron microphotographs of periplasts of centrohelids: *1–3* — *Raphidiophrys intermedia*; *4–6* — *Choanocystis perpusilla*; *7–9* — *Pterocystis pinnata*, *10–12* — *Raineriophrys echinata*. Scale bar: *1*, *2*, *7*, *10*, *11* — 10 µm; *4, 8* — 5 µm; *3*, *5*, *6*, *9*, *12* — 1 µm.

Pterocystis pinnata (Nicholls, 1983) Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 1, *7–9*)

Клетки диаметром 15 мкм. Перипласт из пластинчатых чешуек и спикул одного типа. Спикулы: длина 5–6 мкм, толщина ствола 0,15 мкм. Ствол сужается к тупо оканчивающейся верхушке. Основание крепится к широкой мембране, образующей две латеральные лопасти, дистально заостряющиеся вдоль ствола, заканчивающиеся затем субапикально. Основание ствола изогнуто, образуя ковшеобразную структуру в основании спикулы. Пластинчатые чешуйки эллиптические, с хорошо выраженным центральным утолщением (2,0 х 1,2 мкм).

Известен из пресных вод Швеции, Канады, Чили, Малайзии и Новой Зеландии (Siemensma, 1991; Микрюков 2002). В России отмечен впервые.

Raineriophrys echinata (Rainer, 1968) Mikrjukov, 2000 (рис. 1, *10–12*)

Периласт диаметром 25 мкм, представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Длина спикул 12–20 мкм, ствол сильно изогнут. К базальной части ствола крепятся два небольших латеральных крыла, которые тянутся вдоль всей длины ствола в виде узких полос, орнаментированных небольшим количеством мелких зубцов. Базальная пластинка сердцевидная. Пластинчатые чешуйки удлиненно-овальные (7,0 х 3,2 мкм) со стержневидным аксиальным выпячиванием.

Ранее вид описан для пресных водоемов Германии и Нидерландов (Siemensma, 1991; Микрюков 2002). В России обнаружен впервые.

Acanthocystis penardi Wailes, 1925 (рис. 2, *1–3*)

Клетки диаметром 50–60 мкм. Перипласт представлен тангентальными пластинчатыми чешуйками и двухразмерным типом радиальных спикул. Спикулы: длина 9–30 мкм, ствол меньших — диаметр 0,3 мкм и длина 9 мкм, больших — диаметр 0,5 мкм и длина до 30 мкм. Базальная пластинка округлой формы, диаметр 1,5–2,9 мкм. Спикулы обоих типов несут на верхушке 5–12 хорошо выраженных маргинальных зубцов. Имеется полный спектр спикул промежуточного размера. Пластинчатые чешуйки эллиптические (2,5 х 4,2 мкм) бесфактурные, лишенные маргинальной каймы.

Встречается в пресных стоячих водоемах. Распространен в водах Германии, Нидерландов, Швейцарии, Центральной России и Карелии, Канады, Чили, Малайзии (Siemensma, 1991; Микрюков 2002).

Acanthocystis quadrifurca Nicholls, 1983 (рис. 2, *4–6*)

Перипласт диаметром 15–25 мкм, представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы прямые, длина 5–8 мкм и толщина 0,4–0,6 мкм. Ствол цилиндрический, верхушка разветвляется на 3–4 острых веточки 0,2–0,3 мкм длиной. Пластинчатые чешуйки (2,0 х 2,7 мкм), состоят из удлиненной центрально расположенной мембраны с утолщенным аксиальным гребнем и маргинальной каймой, связанной с центральной мембраной 30–40 ребрами, которые иногда разветвляются. Центральное пространство и кайма бесфактурны.

Известен из пресных вод Канады и Чили (Siemensma, 1991; Микрюков 2002). В России обнаружен впервые.

Acanthocystis nichollsi Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 2, *7–9*)

Клетки диаметром 20–25 мкм. Перипласт представлен пластинчатыми чешуйками и двумя типами спикул. Спикулы прямые или слегка изогнутые, диаметр 0,2–0,3 мкм. Верхушка разделяется на 4–6 остро оканчивающихся веточек, соединенных перепонкой. Базальная пластинка округлая, диаметр 0,9 мкм, имеет вид вывернутой чаши. Короткие спикулы: длина 2,5–3,2 мкм, верхушка в виде чаши до 1,5 мкм в диаметре. Длинные спикулы: длина 9–12 мкм, верхушечная перепонка выражена слабо. Пластинчатые чешуйки эллиптические (2,7 х 1,5 мкм) со слегка вогнутыми краями по бокам. Имеют медиальное утолщение и продольно ориентированные радиальные ребра.

Ранее данный вид обнаружен в Канаде (Siemensma, 1991; Микрюков 2002). В России отмечен впервые.

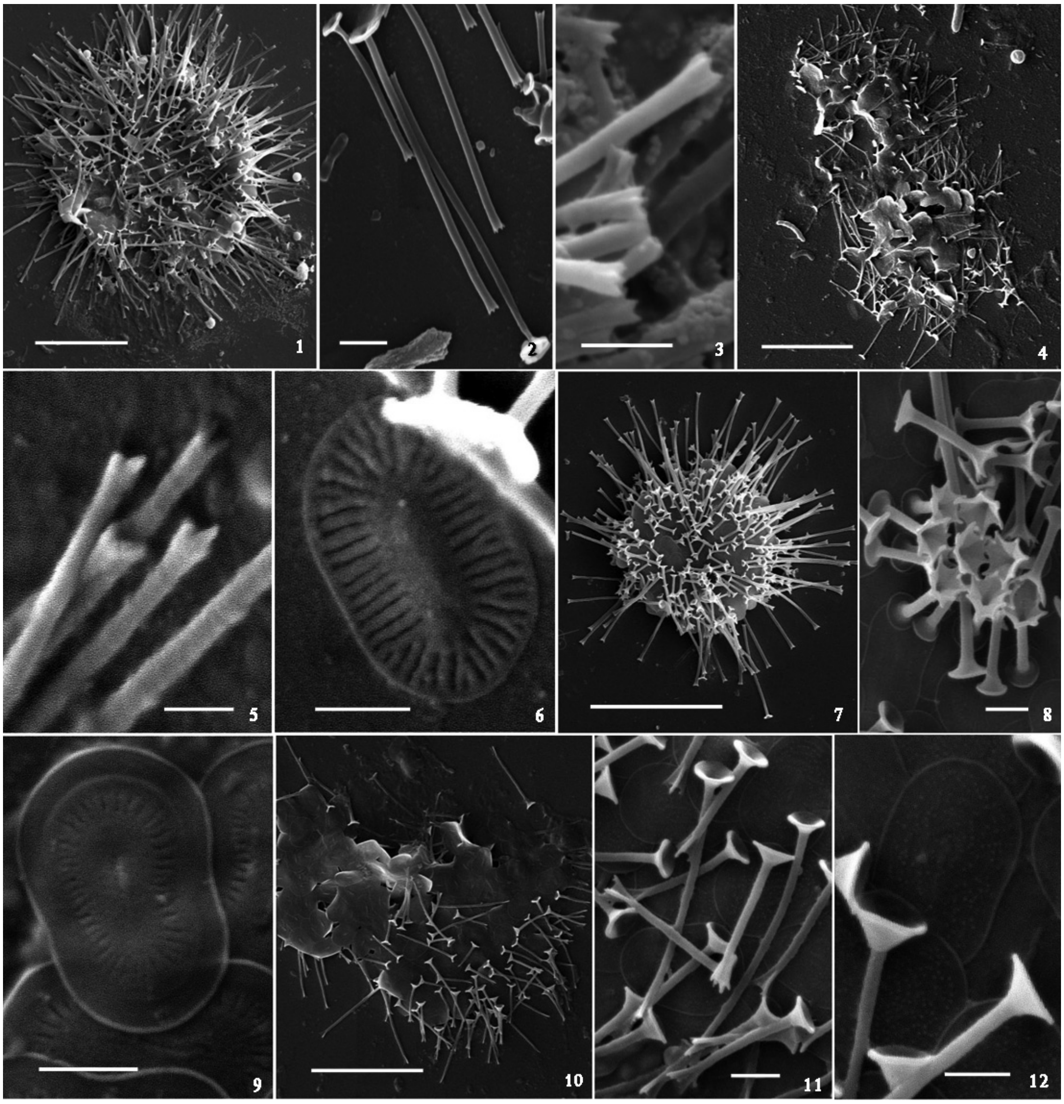


Рис. 2. Электронные микрофотографии перипластов: *1–3* — *Acanthocystis penardi*; *4–6* — *Acanthocystis quadrifurca*; *7–9* — *Acanthocystis nichollsi*; *10–12* — *Acanthocystis takahashii*. Масштабные линейки: *1*, *4*, *7*, *10* — 10 мкм; *2*, *3*, *5*, *6*, *8*, *9*, *11*, *12* — 1 мкм.

Fig. 2. The electron microphotographs of centrohelids: *1–3* — *Acanthocystis penardi*; *4–6* — *Acanthocystis quadrifurca*; *7–9* — *Acanthocystis nichollsi*; *10–12* — *Acanthocystis takahashii*. Scale bar: *1*, *4*, *7*, *10* — 10 μm; *2*, *3*, *5*, *6*, *8*, *9*, *11*, *12*—1 μm.

Acanthocystis takahashii Dürrschmidt, 1987 (рис. 2, *10–12*)

Клетки диаметром 20 мкм. Перипласт представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы прямые или слегка изогнутые, длина 1,9–8,5 мкм; базальная пластинка округлая, диаметр 0,6 мкм, окружена узкой маргинальной каймой. Ствол цилиндрический толщиной 0,19 мкм. Верхушка делится на 3 заостренные ветви, связанные «пламенем», каждая из которых несет по 1–3 мелких зубца. Пластинчатые чешуйки эллиптические (2,2 x 1,5 мкм), бесфактурные или с мелкой зернистостью.

Вид описан из пресных вод Канады, Нидерландов, Шри-Ланки и Японии (Siemensma, 1991; Микрюков 2002). В России обнаружен впервые.

Acanthocystis bicornis Dürrschmidt, 1987 (рис. 3, *1–3*).

Клетки диаметром 14–17 мкм. Перипласт представлен пластинчатыми чешуйками и двумя типами спикул. Спикулы состоят из базальной пластинки диаметром 0,5–0,7 мкм и цилиндрического ствола диаметром 1,5–2,5 мкм с раздвоенной верхушкой. Длинные спикулы: длина 5–8 мкм с зубцом на внутренней поверхности фурок. Короткие спикулы: длина 2–3 мкм, с хорошо выраженной бифуркацией второго порядка. Пластинчатые чешуйки (1,4 x 2,5 мкм), бесфактурные.

Известен из пресных вод Новой Зеландии, Чили и Шри-Ланки (Siemensma, 1991; Микрюков 2002). В России отмечен впервые.

***Acanthocystis* sp.** (рис. 3, *4–6*).

Перипласт диаметром 15–19 мкм, представлен пластинчатыми чешуйками и радиальными спикулами одного типа. Спикулы длиной 6–8 мкм, ствол цилиндрический, диаметр 0,15 мкм. Базальная пластинка округлая, диаметром 0,7–1,0 мкм. Верхушка делится на 3 фурки. Каждая фурка несет 1 зубец на внутренней поверхности. Пластинчатые чешуйки овальные или грушевидные (2,1 x 1,8 мкм), с центральным утолщением.

Данный вид похож на *A. takahashii,* но, в отличие от последнего, не имеет перепонки в виде «пламени» между фурками на верхушке спикул, и каждая фурка несет только один зубец.

Отряд ROTOSPHAERIDA Rainer, 1968

Rabdiophrys anulifera (Rainer, 1968) Siemensma, 1981 (рис. 3, *7–8*)

Перипласт диаметром 10–14 мкм, представлен тангентальными чешуйками и одним типом радиальных спикул. Тангентальные чешуйки округлые, диаметром 2–3 мкм, с отверстием (диаметр 1,0–1,5 мкм) в центре. Спикулы прямые или слегка изогнутые, длина 5–10 мкм. Ствол в основании разветвляется, образуя 4 перепонки, посредством которых крепится к округлой прямой базальной пластинке, диаметр 0,9–1,2 мкм.

Известен из пресных стоячих водоемов Германии, Нидерландов и Канады (Siemensma, 1991). В России обнаружен впервые.

***Rabdiophrys* sp.** (рис. 3, *9–11*)

Клетки диаметром 60 мкм. Перипласт представлен тангентальными чешуйками, образующими сплошной каркас, и радиальными спикулами. Спикулы иглообразные, длина 15–20 мкм, суживающиеся к остро оканчивающейся верхушке. Толщина ствола спикул у основания составляет 0,5 мкм. От основания спикулы вдоль ствола тянется продольная борозда длиной 0,8–10 мкм, которая может и отсутствовать. Тангентальные чешуйки сложного строения: состоят из округлой базальной пластинки, диаметр 1,2 мкм, и ножки длиной 0,9 мкм, функция которой неясна. В центре базальной пластинки имеется округлое углубление диаметром 0,5 мкм для фиксации спикулы.

Данная форма имеет некоторое сходство с представителями рода *Rabdiophrys* по форме тангентальных чешуек.

Отряд DESMOTHORACIDA Hertwig et Lesser, 1874

Clatrulina elegans Cienkowski, 1867 (рис. 3, *12*)

Клетка диаметром 25 мкм. Заключена в органическую перфорированную капсулу диаметром 30–50 мкм. Сквозь отверстия капсулы диаметром 6 мкм

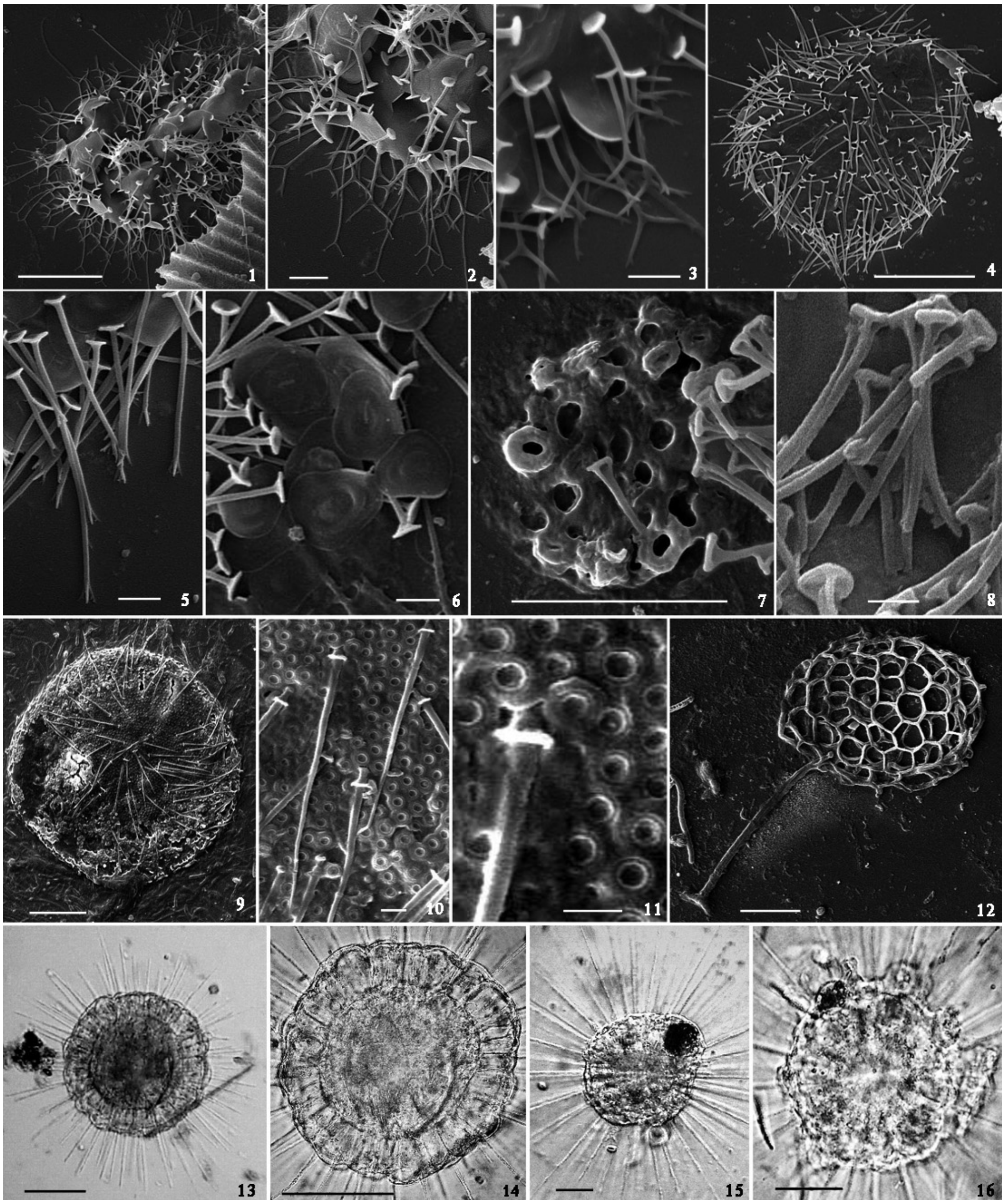


Рис. 3. Электронные (*1–12*) и световые (*13–16*) микрофотографии солнечников: *1–3 — Acanthocystis bicornis*; *4–6 — Acanthocystis* sp.; *7–8 — Rabdiophrys anulifera*; *9–11 — Rabdiophrys* sp.; 12 — *Clatrulina elegans*; *13–14 — Actinosphaerium eichhornii*; *15–16 — Actinophrys sol*. Масштабные линейки: *1*, *4*, *7*, *9*, *12*, *15*, *16* — 10 мкм; *2*, *3*, *5*, *6*, *8*, *10*, *11* — 1 мкм; *13*, *14* — 100 мкм.

Fig. 3. The electron (1–12) and light (13–16) microphotographs of heliozoans: *1–3 — Acanthocystis bicornis*; *4–6 — Acanthocystis* sp.; *7–8 — Rabdiophrys anulifera*; *9–11 — Rabdiophrys* sp.; 12 — *Clatrulina elegans*; *13–14 — Actinosphaerium eichhornii*; *15–16 — Actinophrys sol*. Scale bar: *1*, *4*, *7*, *9*, *12*, *15*, *16* — 10 μm; *2*, *3*, *5*, *6*, *8*, *10*, *11* — 1 μm; *13*, *14* — 100 μm.

наружу выходят аксоподии. Капсула имеет полый неклеточный стебелек длина 30–100 мкм. Внутри капсулы формирует от 2 до 4 цист.

Описан сложный жизненный цикл с чередованием жизненных форм: питающейся солнечниковой, расселительной флагеллятной и стадии цисты.

Встречается в пресных стоячих водоемах. Типичный болотный вид (Siemensma, 1991; Mikrjukov, 2000).

Отряд ACTINOPHRYIDA Hartmann, 1913

Actinosphaerium eichhornii Stein, 1857 (рис. 3, *13–14*)

Клетки диаметром 250–300 мкм. Многочисленные ядра диаметром 15 мкм расположены на периферии эндоплазмы клетки. Цитоплазма, в особенности эктоплазма, сильно вакуоляризирована.

Обитает в пресных, как правило, стоячих водоемах (Mikrjukov, 2001).

Actinophrys sol Ehrenberg, 1840 (рис. 3, *15–16*)

Клетка диаметром 60 мкм. Имеет одно центральное ядро диаметром 10 мкм. Периферическая вакуолярная система хорошо выражена. При инцистировании образует бесструктурные кремниевые чешуйки. Встречается в пресных водоемах (Mikrjukov, Patterson, 2001).

Обсуждение

Впервые для Центрально-Черноземного региона (ЦЧР) проведено детальное исследование видового состава солнечников сфагновых болот с применением методов сканирующей электронной микроскопии. Из 13 обнаруженных видов ранее в ЦЧР отмечали только два: *Actinosphaerium eichhornii* и *Actinophrys sol* (Животова, 2005). Впервые для России обнаружены *Acanthocystis bicornis, Acantocystis nichollsi, Acanthocystis quadrifurca, Acantocystis takahashii, Choanocystis perpusilla, Pterocystis pinnata, Raphidiophrys intermedia, Raineriophrys echinata, Rabdiophrys anulifera.* Большинство обнаруженных видов относится к центрохелидным солнечникам (Centrohelida), что соответствует большому объему этого таксона (Микрюков, 2002). Морфология клеток обнаруженных видов в основном соответствует известным описаниям, а некоторые различия в морфологии объясняются внутривидовой изменчивостью. Для двух солнечников *Acantocystis* sp. и *Rabdiophrys* sp. удалось определить только родовую принадлежность.

Существенных различий по видовому составу солнечников разных болот не выявлено. Большинство обнаруженных видов солнечников ранее были описаны для пресных водоемов Германии, Швеции, Канады, Нидерландов, Чили, Шри-Ланки, Малайзии, Новой Зеландии и Японии, что указывает на космополитизм выявленных представителей группы Heliozoa (Микрюков, 2002). Также обнаружен эвригалинный вид *Choanocystis perpusilla,* описанный для морского планктона Антарктики, северной Атлантики и Финского залива Балтийского моря (Siemensma, 1991; Микрюков 2002).

Выводы

В результате исследований было обнаружено 13 видов солнечников. Двух представителей удалось идентифицировать лишь до рода. Девять видов солнечников оказались новыми для протистофауны России.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 08–04–00244.

Животова Е. Н. Подцарство Protozoa // Кадастр беспозвоночных животных Воронежской области / Е. Н. Животова, Н. В. Данькова, О. П. Негробов. — Воронеж : Изд-во Воронеж. ун-та, 2005. — С. 21–49.

Животова Е. Н., Коротеева О. А. К изучению гидрохимического режима некоторых водоемов Усманского бора // Гидробиологические исследования водоемов Среднерусской лесостепию. Т. 1 // А. Е. Силина. — Воронеж : Изд-во Воронеж. ун-та, 2002. — С. 221–228.

Микрюков К. А. К биологии солнечников: феномен образования лучистых форм у бентосных саркодовых // Зоол. журн. — 1998. — **77**, вып 2. — С. 147–157.

Микрюков К. А. Система и филогения солнечников (Heliozoa): должен ли существовать этот таксон в современных системах Protista? // Зоол. журн. — 2000. — **79**, вып. 8. — С. 883–897.

Микрюков К. А. Центрохелидные солнечники (Centroheliozoa). — М. : Тов-во науч. изд. КМК, 2002. — 136 с.

Силина А. Е., Прокин А. А. Донная макрофауна болота Клюквенное-1 в Усманском бору // Гидробиологические исследования водоемов Среднерусской лесостепи. Т. 1. / А. Е. Силина. — Воронеж : Изд-во Воронеж. ун-та, 2002. — С. 151–220.

Mikrjukov K. A., Patterson D. J. Taxonomy and Phylogeny of Heliozoa. III. Actinophryida // Acta Protozool. — 2001. — **40**. — P. 3–25.

Mikrjukov K. A., Patterson D. J., Siemensma F. J. The Heliozoa // An Illustrated Guide to the Protozoa / J. J. Lee, G. F. Leedale, P. Bradbury. — Lawrence : Allen Press, 2000. — P. 860–871.

Siemensma F. J. Klasse Heliozoa Haeckel, 1866 // Protozoenfauna. Band 2 / D. von Matthes. — Stuttgart : Gustav Fisher Verlag, 1991. — S. 171–232.

Wujek D. E. Freshwater scaled heterotrophic protistans from four gulf states, including descriptions of two new species // J. of the Alabama Academy of Science. — 2003. — **74**. — P. 164–182.